Caldasia 24(1) 2002: 121-134

DIMENSIÓN FRACTAL Y RELACIÓN ÁREA SUPERFICIAL/VOLUMEN DE ALGAS DEL FITOPLANCTON DE LAGOS COLOMBIANOS

Fractal dimension and surface/volume ratio of Phytoplankton algae from Colombian lakes

MARCELA MODESTO-IREGUI
Universidad de los Llanos, Instituto de Acuicultura de los Llanos, km 12 vía Puerto López, Villavicencio, Colombia. mmodestoi@hotmail.com

GABRIEL GUILLOT-M.
JOHN CHARLES DONATO-R.
MARÍA TERESA ORTEGÓN
Universidad Nacional de Colombia, Departamento de Biología. Bogotá, Colombia. gguillot@ciencias.unal.edu.co; jdonato@ciencias.unal.edu.co.

RESUMEN

Con base en la información sobre la ecología y la taxonomía del fitoplancton obtenida en estudios realizados en lagos de tres regiones colombianas con diferentes características geográficas, altitudinales y biológicas se interpreta la morfología funcional y los patrones de variación de AS/V de 227 especies. El Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) utilizado establece el significado de la temperatura superficial del agua, la alcalinidad, el sodio, el fósforo (total y reactivo soluble), la mezcla térmica y la luz sobre los caracteres morfológicos medidos en las algas del fitoplancton.

Palabras clave. Dimensión fractal, fitoplancton, relación área superficial/volumen.

ABSTRACT

Based on information obtained from studies on the ecology and taxonomy of phytoplankton undertaken in three regions of Colombia with distinct geographic, altitudinal, and biological characteristics, the functional morphology of 227 species was investigated. The Canonical Correspondence Analysis showed the influence and importance of surface water temperature, alkalinity, sodium, total phosphorus, soluble reactive phosphorus, thermal mix, and light on morphological characters measured on the phytoplankton algae.

Key words. Fractal dimension, phytoplankton, surface/volume ratio.

INTRODUCCIÓN

Desde el punto de vista ecológico, las propiedades estructurales del fitoplancton tienen una considerable importancia con relación a los requerimientos nutricionales, comportamiento adaptativo al medio, productividad y dinámica de poblaciones (Reynolds 1984). La comprensión de estas relaciones permite una aproximación al entendimiento de la organización, funcionamiento y evolución de las poblaciones fitoplanctónicas y de los ecosistemas acuáticos.

Se entiende por morfología funcional del fitoplancton la adaptación de las formas de los organismos frente a las características ambientales; es un testimonio de la larga evolución dirigida principalmente por la turbulencia del medio y la disponibilidad de nutrientes (Margalef 1993). Dos caracteres que se aproximan a la comprensión de la morfología funcional son la relación área superficial/ volumen (AS/V) y la dimensión fractal de las células. La relación AS/V del fitoplancton es una propiedad importante para enfrentar la sedimentación, optimizar la captación de la luz y los nutrientes, regular la pérdida de los compuestos indispensables y evitar la entrada de compuestos tóxicos a la célula (Reynolds 1997).

El término fractal, se refiere a la descripción de un objeto geométrico que mantiene una estructura similar frente a un gran rango de escalas y se aplica para el estudio de las formas irregulares que se observan en la naturaleza (Stewart 1996). Una de las características principales de cualquier objeto fractal es su dimensión fractal (D), este es un valor dimensional fraccionario o de números irracionales de los objetos que mide la complejidad o la irregularidad de las estructuras independiente de la escala de magnificación (Mandelbrot 1988). De otro lado, la deformación de las células obtenida por medio de esta propiedad es uno de los mecanismos más importantes de conservación o de disminución de la oscilación en la relación entre la superficie y el volumen (Margalef 1983).

Este es un análisis exploratorio que aplica el análisis fractal al estudio de la morfología funcional de las especies de fitoplancton con el objeto de establecer relaciones entre la dimensión fractal, la relación AS/V del fitoplancton y las variables físicas y químicas de la columna de agua en lagos de diferentes pisos altitudinales de Colombia.

UBICACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo utiliza la información de diferentes estudios de cuerpos lénticos colombianos ubicados en las siguientes provincias geográficas (Donato et al. 1996): en la provincia de tierras bajas los lagos Quinina, Yahuarcaca y Taraira, localizados en la región de la Amazonia colombiana. En la provincia andina, la laguna de Fúquene y los lagos artificiales del altiplano cundiboyacense y por último en la provincia de alta montaña la laguna de San Rafael ubicada en el Macizo colombiano. Datos generales sobre las características del paisaje, clima y la geología de la cuenca de los lagos se registran en la tabla 1.

MÉTODOS

La metodología de este trabajo se dividió en dos partes. La primera de compilación de información referente a la consecución de los registros de abundancia y del cálculo de las variables morfológicas (relación AS/ V y dimensión fractal) de cada una de las especies de algas del fitoplancton. En la segunda parte se estableció la distribución y la ordenación estadística tanto de las propiedades morfológicas como de las variables físicas y químicas reportadas para los lagos estudiados.

Compilación de datos

Por contar con registros ordenados y completos en cuanto a la abundancia de las especies e identificación taxonómica válida, se seleccionaron los datos publicados en los siguientes trabajos: Donato & Duque (1986), Pinilla (1995), Donato (1997) y Duque (1997). Para este caso, se analizó la información de los datos de la abundancia y la riqueza de especies y los reportes de las variables físicas y químicas obtenidas de la masa de agua superficial y subsuperficial.

Para este estudio, se seleccionaron las algas del fitoplancton correspondientes a las Cyanophyta, Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Zygophyceae y Euglenophyceae, que corresponden a los grupos más abundantes encontrados en los diferentes estudios, así como los que poseen información robusta a nivel de literatura tanto ecológica como taxonómica. La taxonomía de algunas especies utilizadas en este trabajo ha sido modificada, sin embargo, para permitir la comparación y verificación de la información original se mantiene la nomenclatura utilizada.

Caracteres morfológicos

Se elaboraron figuras a escala de cada una de las especies seleccionadas. Para los lagos del Amazonas las figuras corresponden al trabajo original, para los otros trabajos se llevó a cabo una recopilación bibliográfica. De cada especie se obtuvo los datos morfométricos de la célula o para algunas especies de la colonia. Estas se trabajaron en conjunto y no por células.

Para cada especie se realizó el cálculo de la relación AS/V con el software Area Properties 3.2. El grosor o profundidad de las células se suministró al programa para el cálculo de las dimensiones. Se registró para cada especie las medidas de: largo (μ), ancho (μ), profundidad (μ), volumen (μ^3), perímetro (μ) y área superficial (μ^2); la relación AS/V se determinó a partir del cociente entre el área superficial y el volumen.

El cálculo de la dimensión fractal se obtuvo mediante el método de Conteo de Cajas (Box Counting) utilizando el software Benoit 1.01 para Windows. Este método consiste en disponer fotografías o figuras del objeto a estudiar bajo una malla anidada cuyas escalas se determinan de acuerdo con el tamaño y la forma del objeto a estudiar. Se grafica el logaritmo del número de cuadrículas ocupadas por el contorno de la figura en cada uno de los tamaños de malla contra el logaritmo del número de cuadrantes de un lado de cada una de las mallas utilizadas. La pendiente de la gráfica será el valor de la dimensión fractal (Db) del objeto (Morse et al. 1985). Posterior a esto, se elaboró una figura donde se representaron los valores de Db de cada una de las especies.

Análisis de frecuencia de las variables biológicas

Por medio del análisis de frecuencias se estableció la distribución de la abundancia de las especies (ind.ml^{-1}), la relación AS/V y la dimensión fractal. Cada una de estas variables se analizaron respecto a las especies fitoplanctónicas, sitio de estudio y el valor de la abundancia.

Análisis de ordenación directa

La relación de la dimensión fractal y del AS/V con las variables físicas y químicas de los lagos estudiados se interpretó por medio de Análisis de Correspondencia Canónica con el software estadístico PCORD 3.17.

RESULTADOS

Distribución de la abundancia de especies por clases taxonómicas

La distribución de la abundancia de especies por clases taxonómicas y regiones estudiadas (Fig.1), demuestra que en los lagos de la Amazonia las especies más abundantes pertenecen a las Euglenophyceae (*Trachelomonas volvocina* Ehr., *T. armata* (Ehr.) Stein, *T. hispida* (Perty) Stein emend. Defl., *Euglena acus* var. *acus* Ehr. y *E. oxyuris* Schmarda) y Chlorophyceae (*Eudorina elegans* Ehr., *Pandorina morum* Bory y *Scenedesmus denticulatus* Lagerheim var. *australis*); mientras en los lagos del altiplano cundiboyacense las especies más abundantes corresponden a

las Chlorophyceae (*Scenedesmus quadricauda var. quadricauda* Bréb., *Sc. bijugatus* var. *minor* Chadha & Pandey, *Botryococcus braunii* Küetz., *Crucigenia tetrapedia* West) y Cyanophyta (*Chroococcus minutus* (Kütz.) Näg., *Dactylococcopsis acicularis* Lemmerman, *Anabaena subtropica* Gardner y *A. inaequalis* (Kütz.) Bornet et Flahault.

Las diatomeas son predominantes en la laguna de San Rafael (*Eunotia incisa* Greg., *Fragilaria construens* (Ehr.) Grun., *Pinnularia microstaurum* (Ehr.) Cleve., *P. viridis* (Nitzs.) Ehr. y *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kütz.,) y en la laguna de Fúquene (*Aulacoseira italica* (Ehr.) Simons., *A. granulata* (Ehr.) Ralfs.).

Distribución de la relación área superficial/ volumen para las especies estudiadas

Como resultado de la distribución de los valores de la relación AS/V se observa que existen seis categorías para esta variable (Fig. 2) que comprenden valores entre: 0 a 1 μ^{-1} (Categoría 1), 1 a 2 μ^{-1} (Categoría 2), 2 a 3 μ^{-1} (Categoría 3), 3 a 4 μ^{-1} (Categoría 4), 4 a 5 μ^{-1} (Categoría 5) y 5 a 6 μ^{-1} . (Categoría 6)

La primera categoría es la más frecuente para las especies estudiadas; dentro de ésta las especies más abundantes pertenecen a las Euglenophyceae (*Trachelomonas volvocina* var. *volvocina* Ehr., *T. armata* (Ehr.) Stein, *T. cylindrica* Playf., *Euglena elastica* Prescott y *Strombomonas fluviatilis* var. *fluviatilis* (Lemm.) Defl.) y Zygophyceae (*Closterium venus* var. *venus* Kütz. Ex Ralfs, *Cosmarium phaseolus* var. *phaseolus* Bréb., *Cosmariun retusiforme* var. *retusiforme* (Wille) Gutwinski, *Sphaerozosma aubertianum* West, *Tetmemorus laevis* (Kütz.) Ralfs). La categoría tres (2 a 3 μ^{-1}) es la segunda en importancia, en ella las especies representativas pertenecen a las Bacillariophyceae (*Tabellaria flocculosa* (Roth) Kütz., *Amphora ovalis* Kütz., *Surirella guatimalensis* Ehr.,

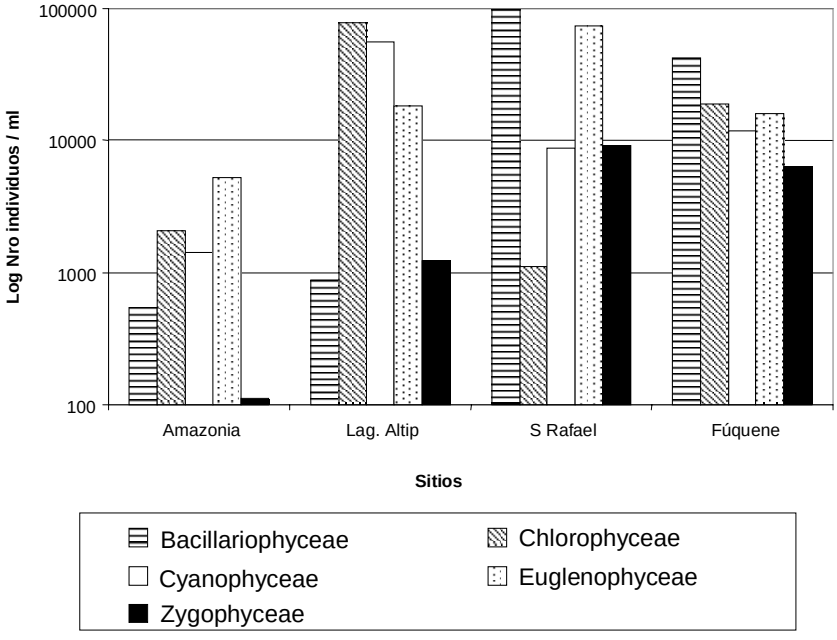

Figura 1. Distribución de la abundancia de especies (ind.ml^{-1}) por clases taxonómicas

Pinnularia viridis (Nitzsch) Ehr. *, Eunotia triodon* Ehr.*, E. papilio* (Ehr.) Grun.*)* y Cyanophyta (*Chroococcus minutus* (Kütz.) Näg.*, Ch. turgidus* (Kütz.) Näg.*, Anabaena inaequealis* (Kütz.) Bornet et Flahault*, A. subtropica* Gardner*, A. unispora* Gardner). Sin embargo, este resultado para las especies estudiadas de la Clase Cyanophyta, el otro grupo de esta categoría, es un artificio producto de la forma en que fue calculada el área superficial, ya que sólo se tomó en cuenta siete células y no el tricoma en sí. De acuerdo con Margalef (1983), las formas filiformes como la de la mayoría de las algas de las Cyanophyta medidas en este estudio, presentan los valores más bajos de la relación AS/V. Las categorías restantes se ven poco representadas entre las especies estudiadas.

Distribución de la relación AS/V por regiones estudiadas

Con base en la distribución por regiones estudiadas de los valores de la relación AS/V (Fig. 3 y 4) se observa que existe una diferenciación de las comunidades de algas de los lagos de las diferentes regiones. Así, grupos de especies con valores de AS/V entre 0 y 1 (Categoría 1) se registran principalmente en lagos de la Amazonia. Los lagos del altiplano cundiboyacense y la laguna de Fúquene registran especialmente especies con valores en la categoría 2. En la laguna de

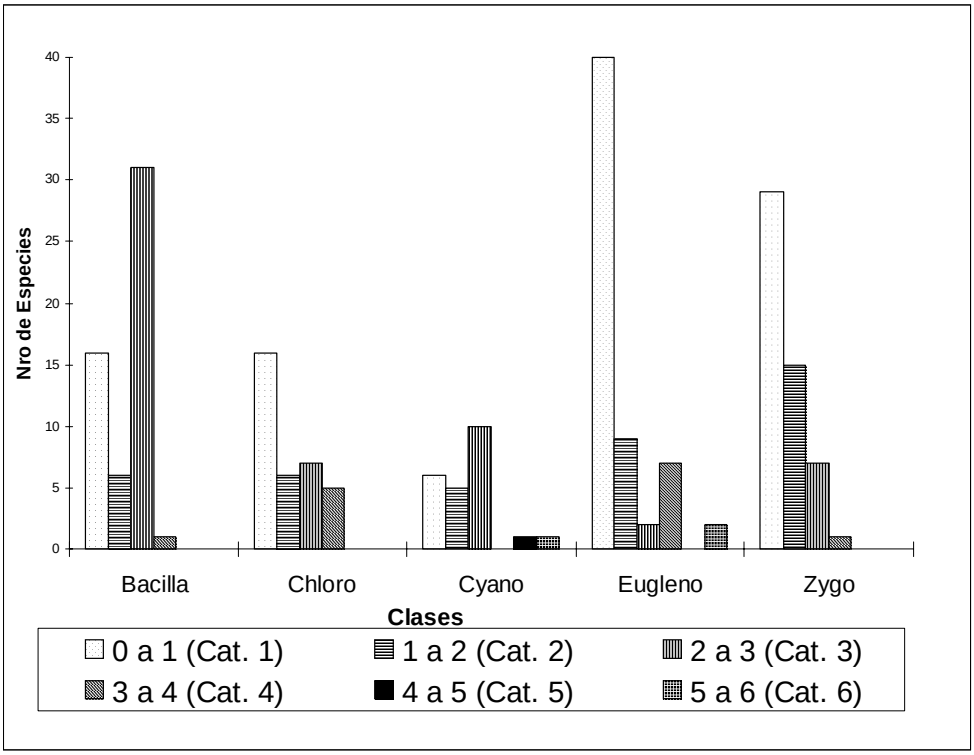

Figura 2. Distribución de la relación área superficial / volumen (AS/V) para las especies estudiadas

los valores más frecuentes se encuentran entre 2 y 3 (Categoría 3).

Distribución de la dimensión fractal por regiones de estudio

Para este estudio, la tendencia general de las especies del fitoplancton (Fig. 5) es el de mantener un rango de valores de dimensión fractal que varía entre 1.84 y 1.96 .Esta distribución puntualiza la variación de esta característica para cada uno de los lugares de estudio. La laguna de Fúquene presenta las especies con valores de dimensión fractal más altos (C*losteriun limneticum* Lemm., *Euglena acus* var. *acus* Ehr. y *Botryococcus braunii* Kütz.), le siguen las especies de los lagos de la Amazonia (*Euglena oxyuris* Schmarda*, Nitzschia sigma* (Kütz.) W. Smith*, Scenedesmus quadricauda* Bréb*., Eudorina elegans* y *Trachelomonas armata* (Ehr*.)* Stein. y de la laguna de San Rafael (*Cosmarium depressum* var. *achondrum* (Boldt) West & West*, Cosmarium punctulatum* Bréb*., Euglena gracilis* Klebs. y *Fragilaria construens* (Ehr.) Grun.). Es importante anotar que los valores más bajos para esta variable corresponden a las especies de los lagos del altiplano cundiboyacense (*Pediastrum duplex* var. *duplex* Meyen*, Crucigenia tetrapedia* West *y Cosmarium pseudoretusum* var. *pseudoretusum* Krieger & Gerloff).

Análisis de correspondencia canónica

Del conjunto de variables ambientales registradas en el estudio, se seleccionaron previo a la ejecución del Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) las siguientes variables significativas ($p = 0.05$): temperatura, dureza, fósforo total (PTOT), fósforo reactivo soluble, alcalinidad, sodio, hierro, pH, CO_2 , magnesio, sólidos disueltos totales y oxígeno disuelto (Figs. 6a y b).

En este análisis, el eje 1 que reúne el 11% de la variabilidad total (29.3%), está asociado con la temperatura superficial del agua (Temps), dureza y fósforo total (PTOT), las dos primeras variables se correlacionan positivamente mientras que el fósforo se ubica en el extremo opuesto del eje. Con la temperatura superficial del agua se correlacionan positivamente los lagos del altiplano cundiboyacense y la laguna de Fúquene, mientras que el fósforo se correlaciona positivamente con la laguna de San Rafael.

El fosfato ($PO4^{=}$), alcalinidad (ALK) y sodio (Na^{+}) explican el eje 2. El sodio se correlaciona positivamente con la laguna de San Rafael mientras que los lagos del altiplano cundiboyacense y la laguna de Fúquene aparecen correlacionados positivamente con el fosfato y la alcalinidad. Los lagos de la Amazonia aparecen correlacionados negativamente con la alcalinidad y el pH y positivamente con la temperatura superficial del agua.

DISCUSIÓN

Las diferencias en la abundancia, la distribución y los valores de las variables morfológicas de las especies fitoplanctónicas para los lagos estudiados, pone de manifiesto estrategias diferentes de adaptación. En lagos cálidos como los de la región de la Amazonia predominan especies con células de mayor tamaño, con aparato locomotor o con alargamiento de sus apéndices y favorecidas por la temperatura del agua más cálida ($\cong 25\ ^{0}C$) que registran los lagos estudiados. El desarrollo de un aparato locomotor o del alargamiento de los apéndices y el aumento del tamaño presenta una ventaja competitiva en este medio por la posibilidad de regular la posición vertical y disminuir el consumo por herbívoros (Reynolds 1997).

Por otro lado, las variaciones temporales en la cantidad de lluvias marcan diferencias importantes en la composición y estrategias del fitoplancton especialmente en los lagos del altiplano cundiboyacense caracterizados por

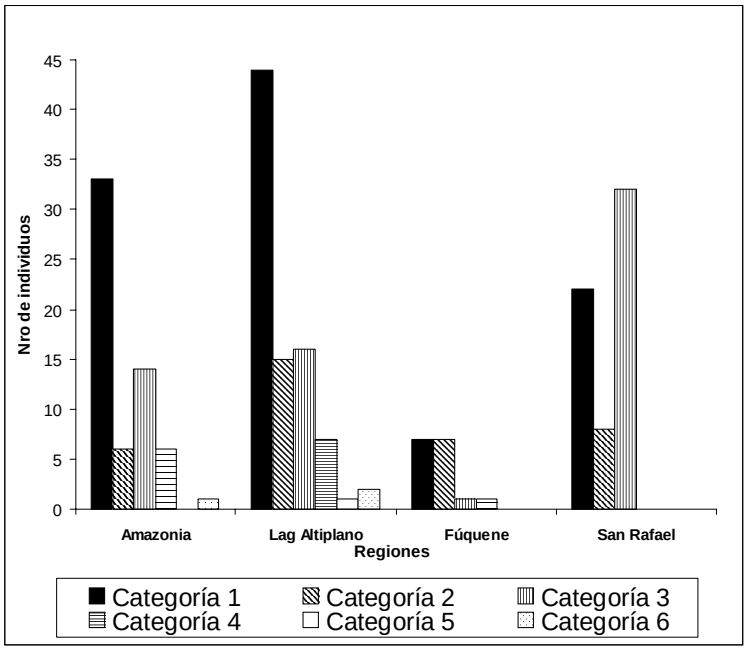

Figura 3. Distribución de la relación área superficial / volumen (AS/V) por regiones de estudio

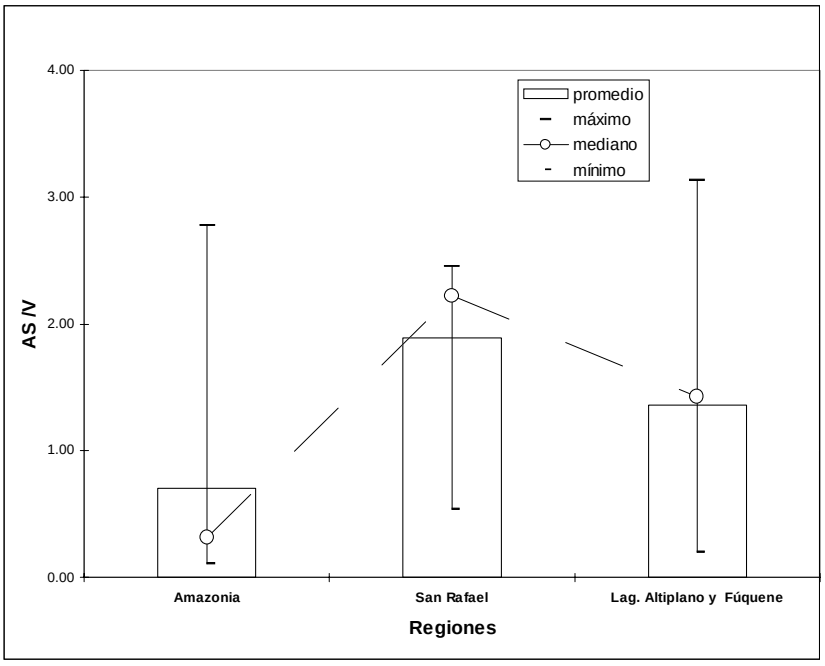

Figura 4. Valores característicos de AS/V para las especies fitoplantónicas

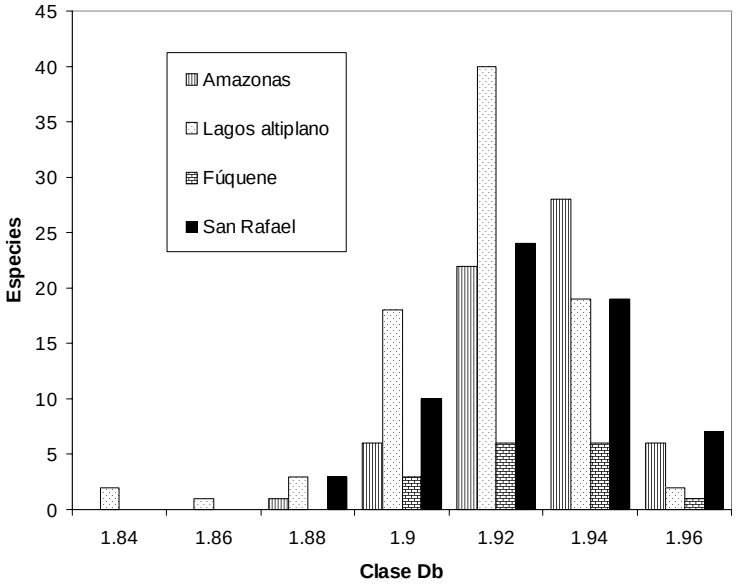

Figura 5. Distribución de la Dimensión Fractal Db por regiones de estudio

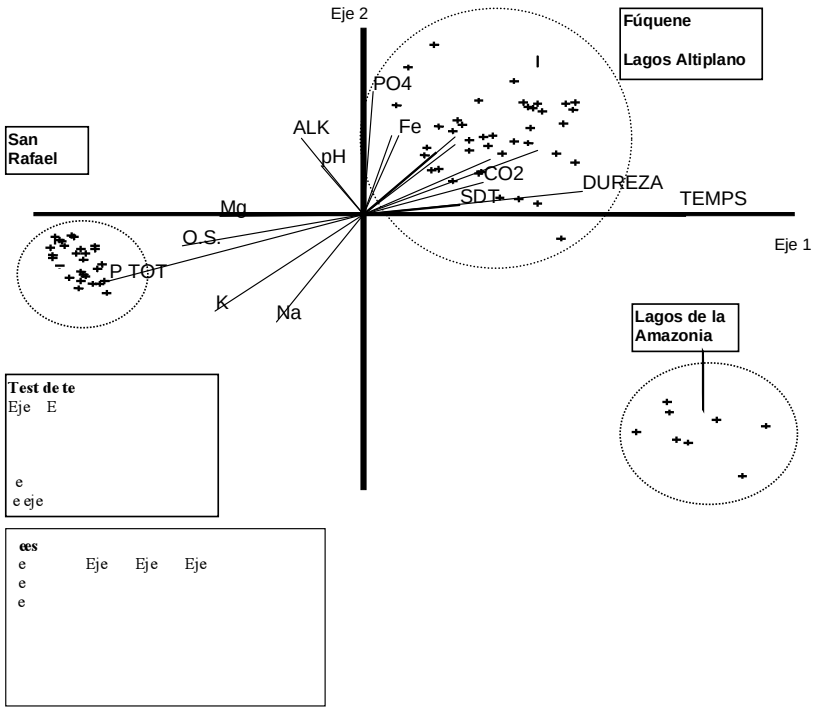

Figura 6a. Análisis de Correspondencia Canónica relación AS/V - Variables fisicoquímicas

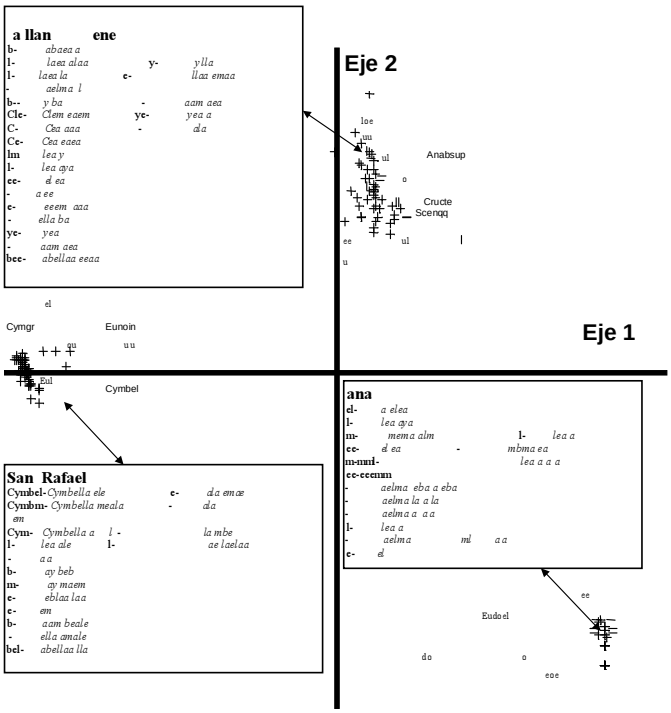

Figura 6b. Análisis de Correspondencia Canónica relación AS/V - Variables fisicoquímicas

San Rafael su escasa profundidad. En éstos, el arrastre de sedimentos y la mezcla térmica del agua provocan un incremento en la cantidad de partículas suspendidas lo que disminuye la penetración de la luz en la columna de agua propiciando el aumento de las Cyanophyta. Esta respuesta se explica por sus propiedades morfológicas relacionadas con sus formas atenuadas, aumento de la cantidad de pigmentos fotosintéticos y su ubicación en la sección transversal de la célula. En épocas secas en estos lagos predominan las especies del grupo de las Chlorophyceae con mecanismos que les permiten la suspensión en la columna de agua como son el alargamiento de los apéndices y la presencia de vacúolas de aceite, entre otros. En la laguna de Fúquene predominan las especies filamentosas, condición que les permite obtener una posición en las capas superficiales del agua e incrementar su área de captación de luz.

La morfometría de la cubeta, el efecto del viento y la dinámica diaria de la temperatura son los factores que en la laguna de San Rafael favorecen la mezcla térmica; bajo este ambiente las especies exitosas son las de rápido crecimiento y tamaño pequeño, propiedades que favorecen una superficie de rápido intercambio tal como se presenta en las diatomeas (Bacillariophyceae) predominantes en esta laguna.

Relación área superficial / volumen de las algas del fitoplancton estudiado

Las adaptaciones de las especies fitoplanctónicas estudiadas en relación al cociente AS/V pueden dividirse en dos patrones o categorías generales: la primera categoría corresponde a aquellas especies de formas grandes o distorsionadas con una relación AS/V pequeña, características que se ajustan a las especies estudiadas de las Euglenophyceae y Chlorophyceae; tales especies poseen las ma

diados. La amplitud del área superficial influye en la distancia que deben recorrer los metabólitos dentro de la célula para la asimilación, lo que se traduce en la disminución de las tasas de renovación para estos organismos (Reynolds 1997).

La segunda tendencia, en este caso la categoría 3, agrupa a las formas pequeñas con una relación AS/V alta. Las características morfológicas de estas especies permiten altas tasas de renovación como ocurre en la mayor parte de las diatomeas.

Esta división en categorías registrada para este estudio, contribuye a establecer en términos amplios, la ordenación de las especies para los lagos colombianos (tabla 2) siguiendo las estrategias del fitoplancton enumeradas por Reynolds (1997).

Especies S: aquellas de estrategia primariamente adquisitiva, de tamaños grandes, unicelulares o coloniales, regulan la flotación a través de la movilidad lo que les permite modificar los efectos de estar sumergidas en un medio turbulento; son identificadas como especies de estrategia K (especies S), crecen de forma relativamente lenta como consecuencia de una relación AS/V modesta. El área proyectada es baja lo que produce un alto requerimiento de luz.

Especies R: especies de estrategia de aclimatación; estas algas mantienen una alta relación AS/V que facilita una superficie de rápido intercambio, lo que además les permite soportar tasas metabólicas altas, se mantienen bien a temperaturas bajas. Las representantes incluyen especies predominantemente de estrategia r.

Especies C: especies de estrategia primariamente invasora, caracterizadas por una dispersión relativamente eficiente, ayudada por un lado, por su tamaño pequeño, como por la rápida absorción, asimilación y replicación. Estas propiedades se facilitan por una relación AS/V alta. Este grupo de especies crecen bien a temperaturas bajas.

Dimensión fractal de las especies del fitoplancton estudiado

La tendencia a mayores valores en la dimensión fractal de las especies de los lagos de la Amazonia refleja la considerable irregularidad de las formas fitoplanctónicas estudiadas las cuales pertenecen principalmente a las Euglenophyceae y Chlorophyceae, las más abundantes en esta región. La mayor parte de las especies de estos grupos presentan flagelos, ornamentaciones o apéndices que se proyectan hacia el exterior de la célula; estas proyecciones tienen una considerable influencia en el aumento del valor de la dimensión fractal y pone de manifiesto el grado de convoluciones o irregularidades (Percival 1985) que adoptan las células del fitoplancton como estrategia para adaptarse a las diferentes condiciones del medio (Margalef 1993).

En la laguna de San Rafael a pesar de la abundancia de las Bacillariophyceae, se presentan valores de dimensión fractal bajos; las diatomeas se caracterizan por una gran ornamentación de la pared celular; sin embargo, esta ornamentación no se proyecta por fuera de la célula, y debido a que el programa Benoit 1.01 trabaja con las siluetas de las formas, la ornamentación de las células no es tomada en cuenta para el cálculo de la dimensión fractal, razón por la cual los valores de este parámetro disminuyen en la laguna.

La amplitud en la dispersión de valores de dimensión fractal en los lagos del altiplano cundiboyacense pone de manifiesto la variedad de cuerpos de agua tenidos en cuenta para este estudio, lo que se refleja en una mayor variedad de formas fitoplanctónicas.

Análisis de correspondencia canónica

En el caso de la Relación AS / V, el hecho de que la temperatura se encuentre altamente asociada con el eje 1, indica la importancia de esta variable al ordenar en un gradiente altitudinal tanto los lagos de regiones geográficas amplias como los diferentes grupos de algas asociados a esos ambientes acuáticos.

El contenido de materia orgánica y las condiciones eutróficas de los lagos del altiplano cundiboyacense y de la laguna de Fúquene, propician el desarrollo de especies que amplían su área superficial como mecanismo de optimización en la captación de luz (Margalef 1993).

En la laguna de San Rafael se registran las especies con una menor área superficial, lo que incide en que tales especies tengan tasas altas de renovación, producto tanto de la mezcla de la columna de agua como de la disponibilidad de fósforo bajo estas condiciones.

Finalmente, la relación positiva con la temperatura y la correlación negativa con la mineralización, pH y la alcalinidad del agua de los lagos de la Amazonia, nos indica las características propias de estos ambientes como son aguas más cálidas y de contenidos minerales más bajos con respecto al conjunto de los datos. Sioli (1984) estableció que en general las aguas de la región de la Amazonia presentan concentraciones de elementos químicos muy por debajo del promedio mundial, a excepción de los elementos traza (Al, Sr, Ba).

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer la colaboración de Santiago Duque del Instituto IMANI – Universidad Nacional de Colombia, por facilitar la recopilación de información de sus trabajos adelantados en los lagos de la Amazonia colombiana y por sus constantes aportes en el desarrollo del trabajo. A Armando Higuera del Observatorio Astronómico y Rodulfo Ospina del Departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia por su colaboración generosa en el préstamo de equipo de computo. A Gabriel Pinilla de la Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano por facilitar la información de su trabajo en los lagos del altiplano cundiboyacense.

LITERATURA CITADA

DONATO, J. CH. 1997. *Fitoplancton de los lagos andinos del norte de Sudamérica* (*Colombia*). *Composición y factores de distribución*. Tesis Ph.D. Departamento de Ecología. Universidad de Barcelona. Barcelona.

DONATO, J.CH. & S. DUQUE. 1986**.** *Estructura y dinámica del fitoplancton de la laguna de Fúquene, Cundinamarca, Colombia.* Trabajo de Grado, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

Tabla 2. Categorías de las algas de lagos colombianos y su relación con las estrategias establecidas por Reynolds (1997).

Lago	**aga**
Lago aoa	Principalmente especies *Trachelomonas orna lena hacs romomonas*
Lago ao	species *hroococcs lena eocncls hacs* ransicin entre *ceneesms*
Laga	ransicin *naaena orococcs coshaerm* species *elosra Trachelomonas lena hacs* ransicin *naaena orococcs*
Laga a aa	specialmente especies *Taellara nnlara ralara noa rsla acla*

DONATO, J.CH., L.E. GONZÁLEZ & C.L. RODRÍGUEZ. 1996. Ecología de dos sistemas acuáticos de páramo. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Alvarez Lleras No. 9. 164 pp. Santafé de Bogotá.

DUQUE, S. 1997. *Tipificación limnológica de algunos lagos de la Amazonía colombiana a través de la composición, biomasa y productividad del fitoplancton*. Tesis Maestría, Línea Ecología, Departamento de Biología. Universidad Nacional de Colombia. Santafé de Bogotá.

MANDELBROT, B. 1988. *Los objetos fractales.* Editorial Tusquets. Barcelona.

MARGALEF, R. 1983. *Limnología*. Ediciones Omega. Barcelona.

MARGALEF, R. 1993. *Teoría de los sistemas ecológicos*. Universitat de Barcelona Publicacions. 2ona Edició. Barcelona.

MORSE, D.R., J.H. LAWTON., M.M. DODSON & M.H. WILLIAMSON. 1985. Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths. Nature 314: 731-733.

PERCIVAL, I. 1985. Chaos a science for the real world. New Scientist 124 (1687)

PINILLA, G. 1995. *Ecología regional de pequeños lagos artificiales en el Altiplano cundiboyacense*. Tesis Maestría. Línea Ecología, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. Santafé de Bogotá.

REYNOLDS, C.S. 1984. *The ecology of fresh water phytoplankton.* Cambridge University Press. Nueva York.

REYNOLDS, C.S. 1997. *Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory.* Publisher: Ecology Institute. Germany.

SIOLI, H. 1984. *The Amazon. Limnology and Landscape Ecology*. Vol 56.Dr. W. Junk Publisher.

STEWART, I. 1996. *Juega Dios a los dados*. Grijalbo Mondadori. Barcelona.

Recibido: 24/06/2000
Aceptado: 01/03/2002